©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Zum Abwehrverhalten der Raupen von *Saturnia (Eudia) pavonia* (Lepidoptera: Saturniidae) gegenüber Ameisen

von

Hans-Thomas BAUMGARTEN & Konrad FIEDLER

Zusammenfassung: Raupen von *Saturnia pavonia* (3.–5. Stadium) wurden in der Nähe von Ameisennestern (*Formica pratensis, F. rufibarbis*) ausgesetzt, um die Effektivität der verschiedenen Abwehrverhaltensweisen zu überprüfen. Bei Angriffen durch die Ameisen zogen die Raupen den Kopf ein und zeigten Schlagbewegungen mit dem jeweils attackierten Körperende. Wurden die Raupen von Ameisen gebissen, gaben sie aus ihren Scoli Wehrsekrete ab. Kontakt mit Wehrsekreten löste bei den Ameisen intensives Putzverhalten aus, weitere Angriffe unterblieben. In größerer Entfernung vom Nest (> 1 m) kam es überhaupt nur zu kurzfristigen Interaktionen zwischen Ameisen und Raupen, Attacken kamen hier nicht vor. Alle eingesetzten Raupen überlebten die Versuche unverletzt. Die Beobachtungen bestätigen, daß Raupen von *S. pavonia* durch ihre spezielle Wehrbiologie an das Überleben in ameisenreichen Habitaten gut angepaßt sind.

Defensive behaviour of *Saturnia (Eudia) pavonia* caterpillars (Lepidoptera: Saturniidae) against attacking ants

Abstract: Third to fifth instar larvae of *Saturnia pavonia* were confronted with 2 species of *Formica* ants (*F. pratensis, F. rufibarbis*) to investigate the effectiveness of larval defensive behaviours and scolus secretions against ants. Caterpillars withdrew their heads and thrashed with the fore or rear end of the body when attacked. When attacked, caterpillars never dropped off the hostplant, but rolled up around the twig to which they firmly clinged. When ants tried to bite, the caterpillars responded with the delivery of scolus secretions. These secretions caused grooming behaviour in every ant which came into contact with the secretion. With the help of these defensive behaviours, all ant attacks ceased after a few minutes, and every caterpillar escaped unharmed. At a distance greater than 1 m from an

Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. **15** (3): 315–322, November 1994; ISSN 0723-9912.

Eingang: 23. XII. 1993

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

ant nest, we observed only casual ant-caterpillar interactions. Predatory behaviour of the ants did not occur. There were neither differences between the two ant species in their behaviours towards caterpillars, nor did the ant-caterpillar interactions differ between the 3 larval instars tested. Our observations indicate that *S. pavonia* larvae are well adapted to survive in habitats with a rich ant fauna, where ants like *Formica* species form an important part of the invertebrate predators.

Einleitung

Die Raupen der Nachtfalterfamilie Saturniidae weisen oft absonderlich geformte, warzige Fortsätze auf, die sogenannten Scoli. Diese Scoli und ihre charakteristischen Haare sind in den verschiedenen Unterfamilien und Triben der Saturniidae in vielfältiger und meist taxonspezifischer Ausprägung zu finden (NÄSSIG 1989). Obwohl über die Funktion der Scoli und ihrer Haare nur wenige gezielte Studien vorliegen, werden sie vielfach als Wehrorgane der Raupen interpretiert. Unzweifelhafte Wehrorgane sind beispielsweise die „Nesselscoli" der überwiegend neotropischen Hemileucinae (Terminologie nach NÄSSIG 1989), deren Sekrete auch beim Menschen empfindlich juckende Hautreaktionen hervorrufen können.

Die Scoli der Raupen der Unterfamilie Saturniinae stellen einen besonderen Typ dar, die sogenannten „Sternwarzen" (HAFFER 1921). Innerhalb der Saturniinae gibt es verschiedene Ableitungen vom Grundschema der Sternwarzen. Ein solcher Typ sind die „Sekretstechborstenscoli" mancher Saturniini (NÄSSIG 1989), etwa vieler Arten der bis nach Europa verbreiteten Gattung *Saturnia* SCHRANK 1802. Im Falle der Sekretstechborstenscoli befinden sich auf den farblich oft abgesetzten (z. B. gelben oder roten) Scoli steife und kräftige, sternförmig nach allen Seiten ragende Haare, aus denen bei Störung ein flüssiges Sekret abgegeben werden kann. Die abgegebenen Sekretmengen können recht groß sein und sind bei ausgewachsenen Raupen mit bloßem Auge sichtbar. Daneben trägt jeder Scolus auch längere, nicht stechende Haare (vermutlich Mechanorezeptoren).

Der Wehrcharakter der Sternwarzen ist bislang recht unzureichend dokumentiert. Erst in jüngster Zeit wurden die Scolussekrete einiger Saturniidae chemisch charakterisiert (DEML & DETTNER 1990, 1993, DEML 1993). Raupen der Gattung *Saturnia* (*S. pavonia* LINNAEUS 1758, *S. pyri* [DEN. & SCHIFF.] 1775) produzieren vor allem phenolische und verwandte Substanzen, die nordamerikanische *Eupackardia*

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

calleta WESTWOOD 1835 zusätzlich biogene Amine (DEML & DETTNER 1993). Laborversuche demonstrierten die Toxizität des Sekrets von *S. pavonia* (insbesondere der Komponente Benzonitril) für Fliegenmaden (*Calliphora*) und -imagines (*Drosophila;* DEML & DETTNER 1990), und Experimente mit Ameisen (*Lasius niger* (LINNAEUS 1758) im Labor, *Formica pratensis* RETZIUS 1783 im Freiland) zeigten, daß Raupen von *S. pavonia, S. pyri* und *E. calleta* aufgrund ihrer Sekrete von diesen Prädatoren weitgehend gemieden werden (vergl. auch DEML 1993). Andererseits berichtete EBNER (1905), daß Raupen von *S. pyri* von „kleinen roten Ameisen" besucht wurden, welche vielleicht die Sekrete der Scoli aufleckten. Auch die mögliche rein mechanische Schutzfunktion der Stechborsten (z. B. gegenüber Vögeln) bleibt weiter offen.

Ameisen gehören in den meisten terrestrischen Habitaten zu den bedeutendsten Raubfeinden von Insekten (HÖLLDOBLER & WILSON 1990) und üben insbesondere einen sehr starken Selektionsdruck auf die im allgemeinen wenig mobilen und weichhäutigen Schmetterlingsraupen aus (JONES 1987, ITO & HIGASHI 1991, MAHDI & WHITTAKER 1993). Anläßlich einer Zucht von *Saturnia (Eudia) pavonia* im Mai/Juni 1992 stellten wir daher einige Beobachtungen zum Ausgang von Konfrontationen zwischen Ameisen und Raupen an. Dabei ging es vor allem um die Frage, ob die Wehrsekrete in naturnahen Situationen einen wirksamen Schutz gegen Ameisenattacken bieten und welche weiteren Abwehrstrategien die Raupen entwickelt haben.

Material und Methode

Die verwendeten Raupen von *S. pavonia* entstammten einer Nachzucht (Herkunft Mainfranken) und wurden mit Schlehe (*Prunus spinosa*) gefüttert. Zum Einsatz kamen Raupen der letzten drei Stadien. Im Zeitraum vom 18. V. bis zum 26. VI. 1992 wurden an insgesamt 5 Tagen je 5 Raupen im 3., 4. und 5. Stadium einzeln im Freiland zur Mittagszeit bei sonniger und warmer Witterung (Temperatur > 20° C) dem Angriff von Ameisen ausgesetzt. Die Beobachtungen dauerten jeweils ca. 1–2 h. Als Angreiferinnen wurden die Ameisenarten *Formica (Formica) pratensis* (an allen 5 Beobachtungstagen) und *F. (Serviformica) rufibarbis* FABRICIUS 1793 (an 2 der Beobachtungstage) gewählt. Diese relativ großen Ameisenarten kommen häufig im selben Habitat wie *S. pavonia* vor und sind als sehr aggressiv bekannt (KUTTER 1977). Beide Ameisenarten sind daher potentielle natürliche Prädatoren der Raupen von *S. pavonia.*

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Die Versuche wurden am Wegrand in offener Vegetation an relativ großen Nestern durchgeführt (1 Kolonie von *F. rufibarbis,* 2 verschiedene Kolonien von *F. pratensis*). Die Raupen saßen dabei auf einem kleinen Schlehenzweig, welcher auf den Boden gelegt oder in die Erde gesteckt wurden. Beginnend mit zwei Metern wurde der Abstand zum Nest schrittweise verringert, bis schließlich der Zweig mit der Raupe am Rande des Nesthügels steckte. Die Beobachtungen wurden nur qualitativ erfaßt.

Ergebnisse

Obwohl Arbeiterinnen beider Ameisenarten tote Insekten in ihre Nester eintrugen und demnach während der Beobachtungsphasen durchaus auf Jagd nach Arthropoden waren, reagierten sie zunächst kaum auf die angebotenen Raupen von *S. pavonia.* Wenn eine Arbeiterin in mehr als 1 m Entfernung vom Nest auf eine Raupe traf, lief sie nach kurzem antennalen Kontakt (< 5 s) weiter. Auch die Raupen ließen bei einem solchen Kontakt keine besondere Reaktion erkennen.

Wurden die Raupen näher am Ameisennest angeboten, kam es zu intensiveren und länger anhaltenden Interaktionen. Die Ameisen liefen einige Sekunden auf den Raupen herum, antennierten sie, und vereinzelt kamen auch Angriffsversuche (Bisse in die Kutikula) vor. In unmittelbarer Nähe des Nestes (10–40 cm Abstand) fielen die Ameisen-Raupen-Interaktionen am heftigsten aus. Die Raupen reagierten zuerst mit dem Einziehen der Kopfkapsel und ruckartigen, schlagenden Seitwärtsbewegungen des jeweils attackierten Körperendes. Bei diesen Attacken beobachteten wir regelmäßig Sekretabgaben aus den Sternwarzen. Kamen Ameisen mit ihren Mundwerkzeugen in direkten Kontakt mit Sekrettropfen, so rieben sie stets die weit gespreizten Mandibeln auf dem Untergrund hin und her. Gleichzeitig liefen im Umkreis einiger Zentimeter die Nestgenossinen „erregt" mit erhöhter Geschwindigkeit umher.

Bei andauernden, intensiven Attacken (die praktisch nur direkt am Nesthügel zu erzielen waren) zogen die Raupen die Kopfkapsel ein und umklammerten ringförmig den Zweig. Dauerten die Attacken länger als 30–60 s, liefen die Raupen möglichst schnell los und brachten sich auf diese Weise aus dem unmittelbaren Gefahrenbereich. Die Raupen ließen sich niemals fallen, und auch andere Abwehrverhaltensweisen waren nicht zu beobachten.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

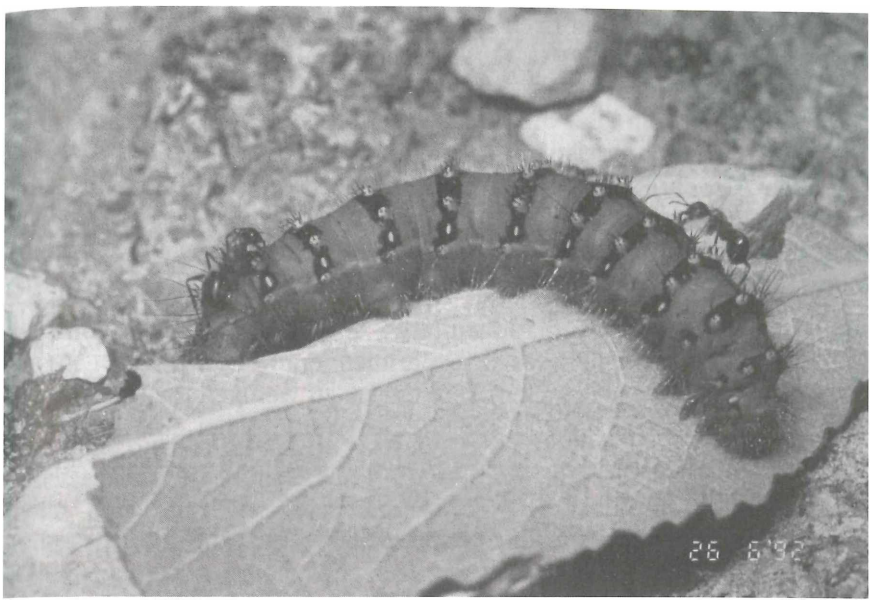

Abb. 1: *Formica pratensis* attackiert *pavonia*-Altraupe.

Keine der Versuchsraupen trug nach den Ameisenattacken einen erkennbaren Schaden davon. Auch bei Inspektion unter einem Stereomikroskop (15fache Vergrößerung) konnten keine Verletzungen der Haut festgestellt werden. Da die Raupen nach den Konfrontationen mit Ameisen wieder mit den übrigen Zuchtraupen vereinigt wurden, kann über mögliche erhöhte Mortalität als Spätfolge der Attacken keine sichere Aussage gemacht werden. Insgesamt entwickelten sich aber alle Raupen gut, so daß ein drastischer Schadeffekt nicht vorgelegen haben kann.

Zwischen den beiden Ameisenarten *Formica pratensis* und *F. rufibarbis* gab es keine offensichtlichen Unterschiede in der Reaktion auf die Raupen. Auch im Vergleich der verschiedenen Raupenstadien untereinander waren weder unterschiedliche Abwehrverhaltensweisen erkennbar, noch zeigten die Ameisen unterschiedliches Angriffsverhalten in Abhängigkeit vom Alter der Raupen.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Diskussion

Nach unseren Beobachtungen wie auch den Befunden von DEML & DETTNER (1993) und DEML (1993) scheinen die Raupen von *S. pavonia* gegen die Angriffe selbst großer und aggressiver Ameisen weitgehend immun zu sein. Bei größeren Distanzen vom Ameisennest kam es überhaupt nur zu kurzfristigen Interaktionen, und Angriffe der Ameisen wie auch Abwehrreaktionen der Raupen unterblieben völlig. Dies stellt zweifellos die typische Situation im Leben der Raupen von *S. pavonia* dar, die meist auf niedrigen Sträuchern leben, wo sie nur mit einzelnen fouragierenden Ameisen zusammentreffen.

Aber auch in extremen Situationen (etwa direkt am Nesthügel von *Formica*-Arten; in ähnlicher Weise experimentierten DEML & DETTNER 1993 direkt an Ameisenstraßen) kam es nur zu wenigen und meist nicht anhaltenden Attacken, und in keinem Fall wurde dabei eine Raupe erkennbar verletzt oder gar als Beute eingetragen. Hier kamen nun die Wehrmechanismen der Raupen zum Tragen.

Wie viele andere Schmetterlingsraupen zeigten auch die Larven von *S. pavonia* eine Hierarchie von Schutzstrategien. Diese reicht von einfachen Meidereaktionen über heftige physikalische Abwehr (Schlagreflex) bis zur chemischen Verteidigung. Als erste Stufe der Verteidigung zogen die Raupen den Kopf ein und führten ruckartige Bewegungen mit dem attackierten Körperende durch. Dies kann dazu dienen, die Ameise durch die heftige Körperbewegung abzuschrecken oder abzuwerfen (zum Abwehrverhalten anderer Saturniiden vgl. CORNELL et al. 1987). DEML & DETTNER (1993) zufolge werden durch diese Bewegungen Wehrsekrete ausgepreßt, aber nach unseren Beobachtungen ist die Wehrsekretabgabe auch unabhängig von den Schlagbewegungen möglich. Bei vermehrten Attacken rollten sich die Raupen ringförmig um ihre Unterlage (Zweig), wodurch Angriffe auf die weiche, unbehaarte Bauchseite vermieden werden. Im Unterschied zu vielen anderen Schmetterlingsraupen scheinen sich die Raupen älterer Stadien (bei Jungraupen [$L_{1/2}$] ist das teilweise anders) von *S. pavonia* auch in akuten Angriffssituationen nicht durch Fallenlassen von der Wirtspflanze einem Angreifer zu entziehen.

Erst als letzte Stufe der Verteidigung, bei intensiven Attacken, werden die Wehrsekrete der Sternwarzen eingesetzt. Dies deutet auf einen „sparsamen" Umgang mit den Wehrsubstanzen hin, deren Biogenese (vgl. DEML & DETTNER 1993) für die Raupen wohl mit beträchtlichen Kosten verbunden ist. Durch die Sekrete wurden die Ameisen erkenn-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

bar abgeschreckt, und das ausgeprägte Abstreifen der Mandibeln am Untergrund diente vermutlich dem Zweck, sich von den Sekreten zu befreien. Dabei scheinen die betroffenen Ameisen auch Alarmpheromonkomponenten freizusezten, denn im Umkreis von einigen Zentimetern reagierten auch Nestgenossinnen mit „erregtem" Verhalten, ohne aber die Raupen stärker zu attackieren. Innerhalb weniger Minuten ließ das „Interesse" der Ameisen an den Raupen dann stark nach, und die Raupen konnten ungestört davonkriechen.

Die Raupen von *S. pavonia* leben in den ersten 2–3 Stadien gregär in Gruppen bis über 50 Individuen. Zugleich sind diese jungen Stadien so klein, daß sie ohne weiteres von einzelnen *Formica*-Arbeiterinnen überwältigt werden könnten. Darüber hinaus beherbergen gerade die mittel- und südeuropäischen Lebensräume von *S. pavonia* (verbuschende Saumstandorte magerer, oftmals relativ xerothermer Heiden oder Wiesen) eine reichhaltige Ameisenfauna. Ohne eine effektive Abwehr von Ameisenattacken könnte *S. pavonia* in solchen Habitaten kaum überleben, denn jede Jungraupenaggregation würde nahezu unweigerlich irgendwann einmal von Ameisen entdeckt und dann mit Hilfe rekrutierter Nestgenossinnen vollständig vernichtet. Abgabe von flüssigen Sekrettropfen konnte in Zuchten zwar erst ab dem 2. Stadium beobachtet werden, aber bereits L_1-Raupen geben den charakteristischen Geruch ab, der typisch für die Art ist (NÄSSIG, pers. Mitt.), so daß eine gewisse Funktionsfähigkeit der Drüsen auch schon im ersten Stadium angenommen werden kann. Unsere Beobachtungen bei Konfrontationen mit großen und aggressiven Ameisen zeigen aber, daß selbst unter diesen Bedingungen die Raupen von *S. pavonia* dank ihrer verschiedenen Wehrmechanismen eine große Überlebenschance haben. Inwieweit diese Beobachtungen auf Interaktionen mit anderen Ameisenarten oder weiteren Prädatoren zu verallgemeinern sind, können erst weitere gezielte Untersuchungen zeigen.

Wir danken Wolfgang A. NÄSSIG, Mühlheim/Main, für seine zahlreichen Informationen und Literaturhinweise zur Biologie der Saturniiden.

Literatur

CORNELL, J. C., STAMP, N. E., & BOWERS, M. D. (1987): Developmental change in aggregation, defense and escape behavior of buckmoth caterpillars, *Hemileuca lucina* (Saturniidae). – Behav. Ecol. Sociobiol. **20:** 383–388.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

DEML, R. (1993): Sekundärstoffe und Verteidigung von Augen- und Schadspinnern (Lepidoptera, Saturniidae und Lymantriidae): Eine chemisch-ökologische Studie. – Bayreuther Forum Ökol. **3:** 1–181.

–––––, & DETTNER, K. (1990): Chemical defense of *Eudia (Saturnia) pavonia* caterpillars. – Naturwissenschaften **77:** 588–590.

–––––, & ––––– (1993): Biogenic amines and phenolics characterize the defensive secretion of saturniid caterpillars (Lepidoptera: Saturniidae): a comparative study. – J. Comp. Physiol. **B 163:** 123–132.

EBNER, F. (1905): Ameisen und Raupen. – Insektenbörse **22:** 176.

HAFFER, O. (1921): Bau und Funktion der Sternwarzen von *Saturnia pyri* SCHIFF. und die Haarentwicklung der Saturniidenraupen. – Arch. Naturgesch. **A 87:** 110–166.

HÖLLDOBLER, B., & WILSON, E. O. (1990): The ants. – Cambridge, Mass. (Belknap Press of Harvard Univ. Press), XII + 732 S.

ITO, F., & HIGASHI, S. (1991): Variance of ant effects on the different life forms of moth caterpillars. – J. Anim. Ecol. **60:** 327–334.

JONES, R. E. (1987): Ants, parasitoids, and the cabbage butterfly *Pieris rapae*. – J. Anim. Ecol. **56:** 739–749.

KUTTER, H. (1977): Hymenoptera Formicidae. – Insecta Helvetica (Zürich) **6:** 1–298.

MAHDI, T., & WHITTAKER, J. B. (1993): Do birch trees (*Betula pendula*) grow better if foraged by wood ants? – J. Anim. Ecol. **62:** 101–116.

NÄSSIG, W. A. (1989): Wehrorgane und Wehrmechanismen bei Saturniidenraupen (Lepidoptera: Saturniidae). – Verh. Westdeutsch. Entom.-Tag. **1988:** 253–264.

Anschriften der Autoren:

Hans-Thomas BAUMGARTEN, Alandsgrund, D-97074 Würzburg

Dr. Konrad FIEDLER, Zoologie II, Theodor-Boveri-Biozentrum, Am Hubland, D-97074 Würzburg